对金缕梅科现代分类系统的评述*

张志耘

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室,北京 100093) (中山大学、广州 510275)

摘要 为了进一步研究金缕梅科的系统与进化,作者详细介绍了该科的分类历史及各个分类系统;根据现代植物系统学研究的原理和方法,着重对金缕梅科的5个现代主要分类系统,Harms (1930),张宏达 (1973, 1979),Bogle et al. (1980),Endress (1989) 和李建华 (Li, 1997)进行了详细的分析、比较和评述,在此基础上提出自己的观点,认为李建华的分类系统有一定合理性,但他对个别属的处理和族的划分仍有不妥之处。

关键词 金缕梅科,分类历史,分类系统,评述

分类号 0 949

Notes on the Modern Classification Systems of the Hamamelidaceae

ZHANG Zhi - Yun

(Laboratory of Systematic & Evolutionary Botany, Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

(Zhongshan University, Guangzhou 510275)

Abstract In order to further study the systematics and evolution of the family Hamamelidaceae, the five modern different classification systems of this family published by Hams (1930), Chang Hung – ta (1973, 1979), Bogle et al. (1980), Endress (1989) and Li Jianhua (Li, 1997) are compared and discussed by the author based on the principle and method of study plant systematics. The taxonomic history and comparisons of the classification systems of this family are also given in the present paper. As a result, the author considered that the classification system of Li Jianhua is more reasonable than the others, however, the author still has different opinions in the classification treatment of some genera and tribes in this family.

Key words Hamamelidaceae, Classification history, Classification systems, Notes

金缕梅科 Hamamelidaceae 是研究金缕梅类植物 Hamamelids 系统发育的核心类群之一。该科植物在外部形态、花粉形态等方面的强烈分化,使它成为植物学家探讨被子植物起源与早期分化的重要类群,也是当前植物系统学家研究的热点类群之一。

自从 R. Brown 于 1818 年建立了该科后,180 年来,该科植物已由最初的 4 属约 20 余种发展到现在的30 属140 多种。随着植物种数和属数的不断增加,人们不仅需要对它们

^{*} 国家自然科学基金资助项目 39630030 1998-07-14 收稿, 1998-07-27 接受发表

分门别类,而且更需要建立一个自然的分类系统,为此,不少植物学家研究了该科的分类。在迄今发表的十多个该科分类系统中,影响较大有 Harms(1930),张宏达(1973,1979),Bogle 等(1980)以及 Endress(1989)4个系统。最近李建华(Li,1997)基于形态学和分子系统学的研究也提出了自己新的分类系统,对亚科、族和亚族作了不同的划分。不少学者在形态学、解剖学、细胞学、孢粉学、胚胎学、器官发生学、植物化学、物种生物学及分子系统学等方面进行了详细的研究。

目前,对金缕梅科研究争论的焦点集中在对科下亚科、族或亚族的划分。此外,对科内一些属的划分也有分歧。Nakai(1943)曾认为科下的 5 个亚科(sense Harms, 1930)均应独立成科,也有人建议将阿丁枫亚科 Altingioideae 上升为科。最近报道利用 18 S rRNA 基因序列对低等金缕梅类和毛茛类植物进行的分子系统学研究表明:金缕梅科作为一支,还应包括连香树属(Cercidiphyllum)(汪小全等,1998)。尽管如此,目前在分类学上,金缕梅科作为一个科的等级已得到大多数植物学家的承认。为了深入研究该科的系统与进化,有必要回顾该科的分类历史,比较各个分类系统及建立的根据,并着重对金缕梅科现代的 5 个分类系统进行评述。

1 科的分类简史及分类系统比较

任何一个现代被子植物的分类系统都是建立在过去分类系统的基础上,经历了不变论 分类系统时期和进化论(即"系统发育"的)分类系统时期。金缕梅科的分类历史,也有 这样一个发展过程。

Brown (1818) 最初记载的金缕梅科,只有 4 个属,包括 Hamamelis L.,分布于北美的 Fothergilla L. f. 以及两个非洲特有属: Dicoryphe Thouars, Dahlia Thunb. (= Trichocladus Pers)。

A. P. de Candolle (1830) 首次在该科中设立了族的等级,他将上述 4 个属分为两个族: 金缕梅族 Hamamelideae (Hamamelis, Dicoryphe 和 Trichocladus) 和弗特吉族 Fothergilleae (Fothergilla)。

Lindley (1853) 根据胚珠的数目,将金缕梅科的所有属划分为两大类,一类是子房每室具 1 枚胚珠,包括 Dicoryphe, Corylopsis, Trichocladus, Hamamelis, Loropetalum, Parrotia, Fothergilla,和 Distylium;另一类是子房每室具多枚胚珠,包括: Bucklandia (= Exbucklandia), Sedgewickia (= Altingia), Rhodoleia, Eustigma 和 Tetracrypta (= Anisophyllea, Anisophylleaceae)。

Oliver (1862) 又进一步根据花瓣的有无和形状将单胚珠的类群划分为 3 组: 组 1. 无花瓣,包括 Parrotia, Fothergilla, Distylium 和 Sycopsis;组 2. 花瓣条 - 带形、披针形至匙形,包括 Corylopsis, Dicoryphe, Hamamelis, Loropetalum 和 Trichocladus;组 3. 花瓣鳞片状,包括 Eustigma。

Bentham 和 Hooker (1865) 的金缕梅科分类系统包括 15 个属,他们与 Lindley (1853) 的划分相似,也是基于子房每室胚珠的数目而将该科分为两大组,第 1 组的划分与 Oliver (1862) 相同,但第 2 组则增加了 Rhodoleia, Bucklandia (= Exbucklandia), Altingia 和 Liquidambar 这 4 个属。

Reinsch (1890) 首次结合外部形态学和解剖学的特征,提出了一个科下分亚科的分类系统,将 19 个属分为: Altingioideae, Bucklandioideae (= Exbucklandioideae)和 Hamamelidoideae 这 3 个亚科。

Niedenzu (1891) 修订了 Reinsch (1889) 的分类系统,科下只划分 Bucklandioideae 和 Hamamelidoideae 两个亚科,把 Altingioideae 亚科降至为族 (Altingieae) 的等级,放在 Bucklandioideae 亚科下;又将特产于非洲的 Myrothamnus (Myrothamnaceae) 从金缕梅科中分出;并在 Hamamelidoideae 亚科下设立两个族: Trib. 1. Parrotieae,包括 Distylium, Parrotia, Fothergilla 和 Corylopsis; Trib. 2. Hamamelideae,包括: Tetrathyrium, Maingaya, Loropetalum, Eustigma, Sycopsis, Hamamelis, Dicoryphe, Trichocladus 和 Franchetia (以上参考 Li Jianhua, 1997, p. 5~7)。他假设金缕梅科的花瓣是由花瓣状的雄蕊演变而成,认为无花瓣的 Parrotieae 和 Altingieae 这两个族比较原始。

上述这些分类系统的建立,正处于"自然"分类系统时期,当时的分类,主要根据植物形态相似性的程度。以上金缕梅科分类系统,也是以植物相似性的程度来决定科内属和种的关系和排列。

Harms (1930) 在前人研究的基础上,对该科的分类系统进行了全面的整理和修订, 共设立 5 个亚科包括 23 个属。他详细描述了科的形态学特征和解剖学特征,尤其是花部 特征,将大量的植物生殖器官性状用于属间划分,每种代表性植物均配有精致的绘图。他 的分类系统在世界上影响最大,以后发表的分类系统大都是在他的基础上补充和修订的。 值的注意的是,他收载记录了不少该科植物的化石证据,这在当时的分类研究中并不多 见,并对后人研究金缕梅科的时空进化提供了基本资料。

董爽秋(Tong, 1930)首次将"进化论"的思想应用于金缕梅科的分类研究。他分析比较了该科植物叶片和木材解剖特征与外部形态的相关性,指出植物内部形态特征对评价植物的亲缘关系最有价值,尤其注意到植物进化速率不等以及某些中间类群的绝灭给我们讨论植物系统发育时所带来的困难。提出了6条标准以确定该科花的原始性。如:花两性;花各部为定数;花萼裂片稍合生;花瓣发育好;雄蕊多数;子房每室胚珠多数等,根据这6条标准,他详细讨论了各属植物的进化状态,认为双花木属最原始,最古老。最后,列出了各属植物的地理分布,对Niedenzu(1891)的分类系统作了一些订正。

当时世界上对植物分类的研究,逐渐从"自然"的分类系统时期进入到"系统发育"的分类系统时期,分类学研究的目标从林奈提出的"建立分类的自然系统"转为"寻找植物类群间的亲缘关系",树立了系统发育的观点,以性状的演化趋势作为建立分类系统的依据。董爽秋对金缕梅科花部性状演化及地理分布的研究,对以后人们建立该科系统发育的分类系统有着重要的启迪。

以后的三十多年中,该科的分类研究没有大的新进展。直到 Schulze - Menz (1964) 在著名的 Engler's 《Syllabus der Pflanzenfamilien》 科志中,也提出了自己的系统,把金缕梅科划分为5个亚科: Subfam. 1 Disanthoideae (Disanthus); Subfam. 2 Hamamelidoideae 包括5个族,即 Trib. 1 Hamamelideae (Hamamelis, Trichocladus, Dicoryphe); Trib. 2 Eustigmateae (Eustigma); Trib. 3 Corylopsideae (Fortunearia, Sinowilsonia, Corylopsis); Trib. 4 Fothergilleae (Parrotia, Parrotiopsis, Fothergilla); Trib. 5 Distylieae (Distylium, Sycopsis)。 Subfam. 3

Rhodoleioideae (*Rhodoleia*); Subfam. 4 Symingtonioideae (*Symingtonia*); Subfam. 5 Liquidambaroideae (*Liquidambar* , *Altingia*)。他的分类处理与 Harms (1930) 的差别不大,不同之处是基于花部结构与叶片形态的相似性把 *Sinowilsonia* 从 Distylieae 移到 Corylopsideae 族中,并用 "Symingtonioideae" 这一拉丁学名取代了马蹄荷亚科曾用的 "Bucklandioideae" 学名。

1964年以来,来自不同学科的证据日益增加,先后也发表几个新属。随着新类群的增加,更需要重新排列和处理该科的分类系统。

张宏达对金缕梅科进行了全面的研究,发表了一系列研究论文(张宏达, 1973, 1963, 1962a, 1962b, 1961, 1960a, 1960b, 1959, 1948), 建立了山铜材属 Chunia (1948)和 半枫荷属 Semiliquidambar (1962b) 两个新属,在《中国植物志》(张宏达, 1979)中,他 对中国金缕梅科的分类系统作出了修订,在 Harms (1930)系统的基础上,新增加了壳菜果亚科 Mytilarioideae,包括壳菜果属 Mytilaria 和山铜材属,同时将半枫荷属放在枫香亚科内。

Bogle 等(1980)利用扫描电镜全面研究了该科植物的花粉形态学特征,在此基础上把金缕梅科的 28 个属划分为 5 个与 Harms 划分相同的亚科,但金缕梅亚科 5 个族下的分类与 Harms 的分类稍有差异。

Endress(1969)将中美洲特有的 3 种植物从蚊母树属中分出,建立一新属,Molinadendron。同时,将分布于印度支那区和马来西亚区的 4 种水丝梨属 Sycopsis 植物从该属中分出,另立一新属 Distyliopsis,认为它与水丝梨属较疏远而与蚊母树属关系密切。澳大利亚当地特有的单型属 Noahdendron 也是他建立的(Endress et al., 1985)。

Endress (1989) 在对金缕梅科进行了比较全面的分析后,将该科 30 个属划分为 4 个亚科:马蹄荷亚科 Subfam. Exbucklandioideae,红花荷亚科 Subfam. Rhodoleioideae,枫香亚科 Subfam. Liquidambaroideae 和金缕梅亚科 Subfam. Hamamelidoideae。其中金缕梅亚科下划分了 4 个学名与 Harms (1930) 相同的族,但在族的范畴有差异,取消了蚊母树族而并入弗特吉族中,将牛鼻拴属 Fortunearia 和山白树属 Sinowilsonia 这两个属放在秀柱花族 Eustigmateae,并在金缕梅族中新设立了 3 个亚族。

邓懋彬等(1992)发表了一新属,银缕梅属 Shaniodendron,建议将它放在广义的弗特吉族。

李建华(Li, 1997) 在他的博士论文中,综合形态学和分子系统学的证据,进一步研究了金缕梅科,提出一个新的分类系统。

总结上述历史,大致可以将金缕梅科的分类历史划分为两个时期:"自然"分类系统时期(1818~1929年);进化论分类系统时期(1930~今)。

2 对金缕梅科现代分类系统的评述

上面介绍的 14 个金缕梅科分类系统中,尽管由于受时代的限制及观点不同,对科下分类也各自有差异,但是,他们对科的范畴和属的划分几乎没有太大分歧。只是对个别属,如从水丝梨属新分出的属 Distyliopsis 及 1992 年发表的银缕梅属是否能成立尚有争议 (郝日明等, 1998; Zhang et al., 1999a)。因此,作者着重对应用较广泛的 Harms (1930)、

张宏达(1973, 1979)、Bogle 等(1980)及 Endress(1989),再加上李建华(Li, 1997)最近提出的分类系统进行评述(5个分类系统的排列详见表1),讨论和比较他们建立亚科、族和亚族的根据。

Harms (1930) 在他的分类系统中,主要利用了生殖器官性状分类,他划分 5 个亚科的性状依次为:花序式样、胚珠数目、花瓣有无及其形状和数目、叶片形状及脉序,托叶有无和种子传播方式(即种子像凤仙花一样弹出)等性状。在种类最多的金缕梅亚科中,再依据花序式样、花的性别、花瓣形状和数目、雄蕊数目及柱头形状、花药开裂方式等特征进一步分为 5 个族,其中秀柱花族和蜡瓣花族是他的新族。在枫香亚科中,包括有覃树属、壳菜果属及澳大利亚特有的 Ostrearia。

张宏达(1973, 1979)对中国金缕梅科植物的分亚科和分族的根据和处理基本上与 Harms(1930)相同,只是增加了蒴果是否突出头状果序外作为分亚科的检索特征,他建 立壳菜果亚科是基于壳菜果属和山铜材属具有独特的肉质穗状花序明显不同于其它 5 个亚 科而将壳菜果属从枫香亚科中分出,与山铜材属一起,放在同一亚科中。

Bogle 等(1980)的分类系统包括 28 个属 5 个亚科。他没有接受壳菜果亚科,主要依据外部形态营养器官的相似性及花粉萌发孔多为 3 沟,表面具网状纹饰的共同特征而将壳菜果属、山铜材属和马蹄荷属这 3 个属一起组成马蹄荷亚科。但在后来的研究中(Bogle,1991; 1990),他发现壳菜果属和山铜材属的叶片节部维管束均具有独特的多腔隙及多迹的节显得彼此近缘,而不同于具有 3 腔隙及 3 迹的马蹄荷属,因而他把这 2 个属作为该亚科下一独立的族 Mytilareae,并在金缕梅亚科下划分了 5 个与 Harms(1930)相同的族。但在族的范畴上稍有不同,例如,依据外部形态及花粉形态的相似性,把山白树属从蚊母树族移入蜡瓣花族里,这样,蚊母树族余下 5 个属的花粉萌发孔多为孔状或多条短沟,而蜡瓣花族的成员则全部为 3 沟。

Endress (1989) 的分类系统,仍然主要利用外部形态学的特征划分亚科、族和亚族。 但他增加了染色体数目的证据。他区分4个亚科的主要性状是:叶片形状、叶脉式样,托 叶有无和形状, 花序式样, 花的性别, 花萼和花瓣存在与否, 心皮内胚珠数目, 种子成熟 后是否弹出去以及染色体基数。他指出马蹄荷亚科(包括马蹄荷属),壳菜果亚科(包括 壳菜果属和山铜材属) 以及双花木亚科(包括双花木属) 加在一起的属的数目也比金缕梅 亚科要少,似乎是一个好的自然的类群,而且历史上 Reinch (1890)和 Niedenu (1891)也 县将马蹄荷属和双花木属放在同一亚科中。他认为壳菜果属和山铜材属具有联系马蹄荷属 和双花木属的某些中间过渡性状。基于这4个属具有以下6点共同特征:1)每个心皮有5 ~8枚胚珠;2)叶片不分裂或上部掌状3浅裂,掌状脉;3)托叶大,常宿存;4)双花 木属和马蹄荷属的染色体基数为 x=8;5) 花多两性或两性花开放后由于雄蕊败育而成为 雌花 (马蹄荷属, 双花木属); 6) 植株常无毛或毛早落, 最后仅存于花序部分, 他将上述 4属共同组成马蹄荷亚科。但是他也发现这几个属在以下性状上有变异:1)花被存在与 否; 2) 花药室 2 瓣裂 (壳菜果属和山铜材属), 1 瓣开裂 (马蹄荷属) 或纵缝开裂 (双花 木属); 3) 花药室有4个花粉囊(壳菜果属,山铜材属,双花木属))或2个花粉囊(马 蹄荷属); 4) 叶片宿存(壳菜果属,山铜材属,马蹄荷属)或早落(双花木属)。而这些 变异也同时存在于金缕梅亚科的植物中。Endress 划分金缕梅亚科 4 个族的根据是: 花两 性或杂性,花瓣有无以及形状和数目,花轉裂片和雄蕊数目是否定数,果实大小以及喙直立或弓曲。在属的数目最多的金缕梅族中,他设立的3个亚族主要是基于花部形态特征及地理分布,如花各部4数或5数,花药2室或1室,1瓣或2瓣裂开等,据此将南半球分布的5个特有属另立一新亚族 Dicoryphineae,放在金缕梅族中。

表 1 金缕梅科分类系统的比较

Table 1	Comparison	of	classification	systems	of th	ne family	Hamamelidaceae
---------	------------	----	----------------	---------	-------	-----------	----------------

Harms H. (1930)23 属	Chang H. T.* (1973, 1979)	Bogle A. L. (1980)28 属	Endress P. K (1989, 1993)30 属	Li Jianhua (1997)31 属
Subfam. 1 Disanthoideae <i>Disanthus</i>	Subfam. 1 Disanthoideae Disanthus	Subfam. 1 Disanthoideae Disanthus		Subfam. 1 Disanthoideae Disanthus
Subfam. 2 Bucklandioideae Bucklandia	Subfam. 2 Exbucklandioideae Exbucklandia	Subfam. 2 Exbucklandioideae Exbucklandia Mytilaria Chunia	Subfam. 1 Exbucklandioideae Disanthus Exbucklandia Mytilaria Chunia	Subfam. 2 Exbucklandioideae Exbucklandia
Subfam. 3 Rhodoleioideae <i>Rhodoleia</i>	Subfam. 3 Rhodoleioideae Rhodoleia	Subfam. 3 Rhodoleioideae Rhodoleia	Subfam. 2 Rhodoleioideae Rhodoleia	Subfam. 3 Rhodoleioideae Rhodoleia
	Subfam. 4 Mytilarioideae Mytilaria Chunia			Subfam. 4 Mytilarioideae Mytilaria Chunia
Subfam. 4 Liquidambaroideae Liquidambar Altingia Mytilaria Ostrearia	Subfam. 5 Liquidambaroideae Liquidambar Semiliquidambar Altingia	Subfam. 4 Liquidambaroideae Liquidambar Altingia	Subfam. 3 Liquidambaroideae Liquidambar Semiliquidambar Altingia	Subfam. 5 Altingioideae Liquidambar Semiliquidambar Altingia
Subfam. 5 Hamamelidoideae Trib. 1 Hamamelideae Hamamelis Loropetalum Tetrathyrium Trichocladus Maingaya Embolanthera Dicoryphe	Subfam. 6 Hamamelidoideae Trib. 1 Hamamelideae Hamamelis Loropetalum Tetrathyrium	Subfam. 5 Hamamelidoideae Trib. 1 Hamamelideae Hamamelis Loropetalum Tetrathyrium Trichocladus Maingaya Embolanthera Dicoryphe Ostrearia Neostrearia	Subfam. 4 Hamamelidoideae Trib. 1 Hamamelideae Subtrib. 1 Hamamelidineae Hamamelis Subtrib. 2 Loropetalineae Loropetalum Tetrathyrium Maingaya Embolanthea	Subfam. 6 Hamamelidoideae Trib. 1 Hamamelideae Hamamelis Trib. 2 Loropetaleae Loropetalum Tetrathyrium Maingaya Embolanthea Matudaea
			Subtrib. 3 Dicoryphineae Dicoryphe Trichocladus Ostrearia Neostrearia Neohdendron	Trib. 3 Dicorypheae Dicoryphe Trichocladus Ostrearai Neostrearia Neohdendron

Harms H. (1930)23 属	Chang H. T. * (1973, 1979)	Bogle A. L. (1980)28 属	Endress P. K (1989, 1993)30 属	Li Jianhua (1997)31 属	
Trib. 2 Eustigmateae Eustigma	Trib. 2 Eustigmateae Eustigma	Trib. 2 Eustigmateae Eustigma	Trib. 2 Eustigmateae Eustigma Fortunearia Sinowilsonia	Trib. 4 Eustigmateae Eustigma Fortunearia Sinowilsonia Molinadendron	
Trib. 3 Corylopsideae Corylopsis Fortunearia	Trib. 3 Corylopsideae Corylopsis Fortunearia	Trib. 3 Corylopsideae Corylopsis Fortunearia Fortunearia Sinowilsonia	Trib. 3 Corylopsideae Corylopsis	Trib. 5 Corylopsideae Corylopsis	
Trib. 4 Fothergilleae Fothergilla Parrotia Parrotiopsis		Trib. 4 Fothergilleae Fothergilla Parrotia Parrotiopsis	Trib. 4 Fothergilleae Molinadendron Fothergilla Parrotia Parrotiopsis Sycopsis Distyliopsis Distylium Matudaea	Parrotiopsis Sycopsis	
Trib. 5 Distylieae Distylium Sycopsi Sinowilsonia	Trib. 4 Distylieae s Distylium Sycopsis Sinowilsonia	Trib. 5 Distylieae Distylium Sycopsis Distyliopsis Molinadendron Matudaea			

* 该系统不包括国外分布的属。

李建华(Li, 1997)分别根据该科植物 52 条形态学、解剖学、细胞学、孢粉学性状以及核糖体 DNA ITS (包括 28 属 32 个代表种)和叶绿体 matk 基因(包括 27 属 30 个代表种)序列的资料,作了简约性分析,重建该科的系统发育。发现根据形态学特征与根据分子证据所作的分支图结果大不相同,而根据 ITS 与根据 matk 基因所作的分析结果则大致相同。然而,结合形态学特征以及 ITS 和 matk 基因一起所作的简约性分析结果,却较好地反映了该科属以上的关系,他的主要结论如下:在综合分析的分支图上,有 5 个主要分支代表5 个单系发生的亚科,另外一个分支由马蹄荷属和红花荷属共同组成。由覃树属和枫香属组成的第一个分支是包括该科所有其它属的分支的姐妹群,支持阿丁枫亚科的成立;马蹄荷属和红花荷属共同形成一个分支,显示这两属关系较密切;壳菜果属和双花木属分别形成自己的分支;双花木属、壳菜果属和马蹄荷属是并系的分支,并不支持这 3 个属组成一个亚科;双花木属是金缕梅亚科的姐妹群。他的研究还表明:该科一些分类上重要的形态学性状,如失去花瓣,借风力传粉以及雌雄同株等,已出现了平行进化。

在此基础上,他建立了新的分类系统,共分6个亚科,其中双花木亚科、马蹄荷亚科、红花荷亚科、壳菜果亚科以及枫香亚科的划分和范畴与张宏达(1973,1979)的分类处理完全一致。与张宏达(1973,1979)及Endress(1989)的分类系统不同之处是对金缕梅亚科的划分,他在该亚科下设6个族,其中2个为新族,即Loropetaleae和Dicorypheae

族,取消了亚族,把 Endress(1989)的 Loropetalineae 亚族上升为 Loropetaleae 族,Dicoryphineae 亚族上升为 Dicorypheae 族,所包括的类群与 Endress(1989)的 Dicoryphineae 亚族完全一样,即包括分布于南半球的 5 个地区特有属。他将银缕梅属也放入弗特吉族内。但他把 Endress(1989)放在弗特吉族的 2 个中美洲特有属移走,即将 Matudaea 放入 Loropetaleae 族,将 Molinadendron 移入秀柱花族。理由是 Loropetaleae 族原有的其它 4 个属(機木属 Maingaya,四药门花属和 Embolanthera)虽与 Matudaea 有差异,前者均具有带状花瓣,子房几乎是下位,而 Matudaea 则无花瓣,子房上位。但是,从综合分析的分支图来看,楗木属是 Maingaya 和 Matudaea 的姐妹群,认为如果把 Matudaea 处理成一个单独的亚族的话,就不可能将其它属也作为亚族的等级,因为其它属在树系图上均不是独立的单系群。此外,他的分子研究未能包括 Embolanthera 也是一个遗憾。他把 Molinadendron 放在秀柱花族主要根据在树系图上秀柱花属、牛鼻栓属、Molinadendron 和 山白树属共同形成一个支持强度很高的分支,它们的共同特征是具有线状的托叶,每个枝条有两枚先出叶。其中秀柱花属和牛鼻栓属组成一个分支而显示出彼此关系较密切。Molinadendron 和 山白树属组成另一个分支,这两个属的共同点是无花瓣或花瓣高度退化,借风媒传粉。

自从七十年代分子系统学和分支系统学(谱系分支分类学)问世以来,给植物系统发育研究带来新的生长点而使之呈现出空前活跃。随着植物系统学研究日益趋于高度综合,人们在建立植物分类系统时,越来越注意到利用多个学科的证据,尤其是古植物学及分子系统学的证据,并利用多种学派(表征分类学派、进化分类学派和谱系分支分类学派)的方法,努力使植物系统发育和关系的研究从比较和推导而逐渐走向证明。

八十年代以来的大量研究表明:分子系统的证据,如叶绿体基因和核基因组序列分析 具有重要的系统学价值。其中 matK 基因进化速度快,长度适中,已被广泛用于科内和属 间关系的研究。核基因组内转录间隔区 (ITS) 具有在被子植物中的长度较短且变异很小, PCR 扩增及测序简单易行的特点,大量应用于被子植物科内,尤其是近缘属间关系的研究 (汪小全等,1998)。

植物系统学研究过程中,人们在确定植物类群之间的关系和排列时,重要的依据是对类群各种性状演化趋势和性状之间相关性的分析,以及地理分布的研究,因此尽可能多地获得性状(尤其是重要性状)、分析性状就显得尤为重要。人们在直接或间接地获得植物的各种性状后,通过上述 3 个学派的不同方法可以进一步探讨植物类群间的关系。表征学派的原则是将所有性状都看作有均等价值,分类群之间的关系决定于性状总体相似性的程度。进化分类方法用进化的概念解释表征发展和种系发生分支,根据性状的进化状态来确定分类群间的关系以及分类群的系统位置,但没有严格的运算方法。谱系分支分类只是研究种系发生分支,强调以下 2 点原则: 1. 研究的分类群必须是单元发生群; 2. 必须分析性状状态(通过外类群比较),并用计算机不同程序运算,重构植物系统发育树系图(路安民等,1994)。

基于上述现代植物系统学研究的方法,我们进一步评述现代金缕梅科的5个分类系统。前2个分类系统(Harms,1930;张宏达,1973,1979)的建立主要依据该科植物大量的形态学性状,包括营养器官和生殖器官的性状,比较各属性状的相似和相异程度,作出科和族的排列,基本上是以表征学派的方法为主,他们对亚科的划分比较合理。张宏达的

分类系统在一定程度上也利用了进化学派的方法。

Bogle 等(1980)的分类系统利用了大量孢粉学的证据,以后,他又结合自己对该科花部形态学、解剖学及个体发育的深入研究,不断修正过去的观点,其立足点依然是以比较性状的异同来决定属间关系和属的组合,大体上也体现了表征学派的方法。但该系统应用了许多第一手研究的资料,填补了某些孢粉学性状的空白,加深了我们对该科不同性状的了解,对今后深入研究该科的系统关系有很大价值。

Endress(1989)的分类系统包括了表征分类和进化分类的方法,他分析讨论了该科植物的性状状态、性状变异及性状相关性,结合了植物时空进化中地理分布的因素,尤其注重了花部形态性状,作出的族和亚族范畴的修订大都比较合理。例如,他把牛鼻栓属和山白树属从蜡瓣花族移至秀柱花族,将原来放在金缕梅族的几个南半球特有属分出去单独成一群,以及将蚊母树族归并入弗特吉族,后来都已得到不同学科证据的支持。此外,他将分布于印度支那区和马来西亚区的 4 种水丝梨属 Sycopsis 植物从该属中分出所另立的新属,假蚊母树属 Distyliopsis 也有一定的合理性(Zhang et al., 1999b)。但该系统以及 Bogle等(1980)对马蹄荷亚科的划分仍有不妥之处。据作者日前与 Endress 交换意见,他也认为对这个亚科的划分需要修订。

李建华(Li, 1997)的分类系统,综合应用上述 3 个学派的方法,探讨该科属以上的关系以及重要性状的演化,在此基础上重建该科分类系统,说服力更强一些。但是作者认为他将中美洲特有的两个属(Molinadendron,Matudaea)从弗特吉族移走,分别放在秀柱花族和機木族的理由还不够充分。实际上,Molinadendron 在花序式样,无花瓣,子房近下位,花粉形态(花粉外壁具有独特的细网状纹饰,网脊复杂有多层结构)等方面与秀柱花族的 3 个属显著不同。而 Matudaea 无花瓣,子房上位,苞片合生形成花萼状,花粉萌发孔具 4-6 短沟,并有向孔进化的趋势,也与機木族的成员有花瓣,子房几乎是下位,花粉萌发孔为 3 沟差别很大。联系到这 2 属均局限地分布于中美洲,而秀柱花族和機木族则全部东亚分布,因此,作者认为,在未作出深入研究之前,暂时保留这 2 个属在广义的弗特吉族较妥。

综上所述,作者认为,在迄今为止的金缕梅科分类系统中,相对而言,李建华(Li,1997)的分类系统综合利用了现代植物系统学研究的多种方法,有一定合理性。作者基本上同意他对金缕梅科 30 个属 6 个亚科,以及金缕梅亚科下 6 个族的划分,但对弗特吉族的范畴有不同看法,建议将 Molinadendron 和 Matudaea 仍然保留在广义的弗特吉族。此外,根据最近作者与 Endress 合作研究的结果,同意将银缕梅属 Shaniodendron 归并入帕罗堤属 Parrotia Zhang et al., 1996b)。随着研究的不断深入,相信会对金缕梅科的分类系统作出更合理的处理。

致谢 研究中得到路安民研究员和 Dr. Peter K. Endress 的热情帮助,俸字星博士生协助提供有关文献,作者一并致以衷心感谢。

参考文献

- 汪小全, 洪德元, 1998. 分子系统学研究进展. 见: 李承森主编, 植物科学进展, 第1卷. 北京: 高等教育出版社, 16~30
- 张宏达(编辑), 1979. 金缕梅科. 中国植物志第 35 卷第 2 分册. 北京: 科学出版社. 36~116
- 张宏达, 1973. 中国金缕梅科植物订正. 中山大学学报(自然科学版), 1973(1): 54~71
- 张宏达, 1963. 华南植物志资料 IV. 中山大学学报 (自然科学版), 1963 (4): 132~137
- 张宏达, 1962a. 中国金缕梅科一新属. 中山大学学报 (自然科学版), 1962 (1): 35~44
- 张宏达, 1962b. 中国金缕梅科一新属——半枫荷属. 中山大学学报(自然科学版), 1962(4): 51~57
- 张宏达, 1961. 中国金缕梅科植物补志 Ⅲ. 中山大学学报 (自然科学版), 1961 (4): 51~57
- 张宏达, 1960a. 广东植物区系的特点. 中山大学学报 (自然科学版), 1960 (1): 1~34
- 张宏达, 1960b. 中国金缕梅科植物补志 II. 中山大学学报 (自然科学版), 1960 (1): 35~42
- 张宏达, 1959. 华南植物志资料. 中山大学学报 (自然科学版), 1959 (2): 19~39
- 郝日明,魏宏图,1998. 金缕梅科一新组合. 植物分类学报,36(1):80
- 路安民, 陈之端, 1994. 被子植物系统学的原理和方法. 见: 陈家宽, 杨继 主编, 植物进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 281~308
- Bentham G. Hooker, J.D. 1865. Hamamelideae. Gen. Pl 1: 664 ~ 669
- Bogle A L, 1990. Multilacunar nodal anatomy in Mytilaria (Hamamelidaceae). J Arn Arb, 71: 111 ~ 118
- Bogle A L, 1991. A second multilacunar noday type in Hamamelidaceae. Harvard Papers in Botany, No. 3: 65 ~ 70
- Bogle A L, Philbrick C T, 1980. A generic atlas of Hamamelidaceous pollens. Contr Gray Herb, No. 210: 29 ~ 103
- Brown R. 1818. Abel. Narr. Journey China: 374
- Candolle A P De, 1830. Hamamelideae. Prodromous systematis naturalis regni vegetablilis. (Tribe Hamameleae, 268, Tribe Fothergilleae, 269 ~ 270). Part. 4. Paris.
- Chang H T, 1948. Additions to the Hamamelidaceous flora of China. Sunyatsenia, 7: 63 ~ 74
- Endress P K, 1969. Molinadendron, eine neue Hamamelidaceae Gattung aus Zentralamerika. Bot Jahrb Syst, 89: 353 ~ 358
- Endress P K, 1989. A suprageneric taxonomic classification of the Hamamelidaceae. Taxon, 38 (3): 371 ~ 376
- Endress P K, Hyland B P M, Tracey J G, 1985. Noahdendron, a new Australian genus of the Hamamelidaceae. Bot Jahrb Syst, 107: 369 ~ 378
- Harms H, 1930. Hamamelidaceae. In; Engler A & Prantl K eds. Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Band 18a. Leipzig; Verlag von Wilhelm Engelmann, 303 ~ 345
- Li Jianhua, 1997. Systematics of the Hamamelidaceae based on morphological and molecular evidence (Ph. D. Thesis, University of New Hampshire, U. S. A.)
- Lindley J, 1853. The Vegetable Kingdom. London: Bradbury and Evans.
- Nakai T, 1943. Ordines, familiae, tribi, genera, sectiones, species, varietates et combinationes novae. Tokyo: Imperial Univ.
- Oliver D, 1862. Note on Hamamelis and Loropetalum; with a description of a new Anisophyllea from Malacca. Trans Linn Soc (Lond.), 23; 457 ~ 461
- Reinsch A, 1890. Über die anatomischen verhaltnisse der Hamamelidaceae mit Rucksicht auf ihre systematische Gruppierung. Engler's Bot Jahrb. 2: 347 ~ 395
- Schulze Menz G K, 1964. Rosales, 196 198. In H. Melchior (ed), A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Ed. 12. 2
- Tong K Y, 1930. Studien uber die Familie der Hamamelidaceae mit besonderer Berucksichtigung der Systematik und Entwicklungsgeschichte von Corylopsis. Bull Dept Biol, Coll Sci Sun Yatsen Univ No. 2: 1 ~ 72
- Zhang Z Y, Zhang H D, 1999a. Supplementary revision of the Hamamelidaceae from China, Novon, (in press)
- Zhang Z Y, Zhang H D, 1999b. P K Endress, in Wu Z Y, P H Raven (eds.). Hamamelidaceae, Flora of China, Vol. 9. Beijing: Science Press, St. Louis; Missouri Botanical Garden (in press)